植 物 分 类 学 报 36(1):19~27(1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

刺五加传粉生物学研究*

[1]刘林德 [1]王仲礼 [2]田国伟 [1]申家恒

[1](山东烟台师范学院生物系 烟台 264025) [2](北京大学生命科学学院 北京 100871)

THE POLLINATION BIOLOGY OF *ELEUTHEROCOCCUS SENTICOSUS* (ARALIACEAE)

[1]LIU Lin-De [1]WANG Zhong-Li [2]TIAN Guo-Wei [1]SHEN Jia-Heng**

[1](*Department of Biology, Yantai Normal University, Shandong*, Yantai 264025)

[2](*College of Life Sciences, Peking University*, Beijing 100871)

Abstract This paper reports floral rewards, flower visitors, foraging behavior and visitation rate of flower visitors on inflorescences, and the pollination effect of *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. The main results are as follows: (1) A male flower can provide 58 000~81 000 pollen grains and 5.5~8.0 μl/d×2~3 d of nectar, while a female flower can provide 4.0~8.0 μl/d×2~3 d of nectar but no pollen grains. A hermaphrodite flower can provide 19 000~54 000 pollen grains and 7.0~10.0 μl/d×2~6 d of nectar; when it is at male phase, it can provide pollen as well as nectar, but when it is at female phase, it can only provide nectar. (2) The male and hermaphrodite flowers, if they provide pollen grains, are pollen donors. The female and hermaphrodite flowers with white and open stigmas are pollen recipients. The rewarding phase of pollen donor lasts 1~3 days after anthesis and that of pollen recipient is between 5~7 or 7~9 days after anthesis. This may confirm that *E. senticosus* is protandrous. In addition, the nectar-rewarding period of pollen donors is from 8:30 to 16:00, and its peak is at 9:00~15:00; while that of pollen recipients is from 10:30 to 16:30, with its peak from 11:00 to 16:00. It is suggested that the difference between the two nectar-rewarding peaks be the key factor which affects the pollinators' visiting direction from pollen donors to pollen recipients. (3) More than 50 species of visiting insects were observed. Visitors most frequently seen are arranged in Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Diptera and Hemiptera-Heteroptera in order. Their visitation rate and visitation peak are influenced by different plants of different sexes, in different habitats and under different weather conditions. Generally, the peak of visitation to pollen donors is earlier than that to pollen recipients; the rate of visitation to male patch is higher than that to female patch. In the case of hermaphrodite patch, the visitation rate is higher when receiving pollen than when supplying. In addition, the brighter the sky is or the larger the *E. senticosus* patch is, the higher the visitation rate and peak are; the earlier the plant patch is shone in a day, the earlier the visiting peak comes. (4) From the pollination effect, we may conclude that the seed set of *E. senticosus* totally depends on pollinators' visitation. And bees such as *Bumbus*, *Halictus*, *Megachile*, *Vespa*, *Apis* are the most efficient pollinators, while other insects, including Pieridae, Syrphidae, Tachinidae, Melolonthidae and so on, are also helpful for the pollination success.

Key words *Eleutherococcus senticosus*; Pollination biology

---

* 国家自然科学基金重大项目(项目编号 39391500)。

** 通讯联系人 Author for correspondence.

1997-01-29 收稿, 1997-06-25 收修改稿。

摘要 本文报道刺五加 *Eleutherococcus seticosus*(Rupr. et Maxim.)Maxim. 的花朵酬物、访花者类别、访花者在花序上的访花行为、访花频率及传粉效果。主要结果如下：(1) 每朵雄花可提供的报偿是 58 000～81 000 粒花粉，5.5～8.0 μl/d×2～4 d 花蜜。每朵雌花仅可提供 4.0～8.0 μl/d×2～3 d 花蜜，不能提供花粉。每朵两性花可提供 19 000～54 000 粒花粉和 7.0～10.0 μl/d×2～6 d 花蜜。(2) 花粉提供者(雄花和两性花) 提供报偿的日期是开花后 1～3 天，花粉接受者(雌花和两性花在柱头外翻变白时)是开花后 5～7 或 7～9 天，这进一步证实了刺五加雄蕊先熟。另外，花粉提供者提供花蜜的时间在一天中是 8:30 至 15:30，其高峰是 9:00～15:00；花粉接受者提供花蜜的时间在一天中是 10:30 至 16:30，其高峰是 11:00～16:00。这种时间差异可能是刺五加影响传粉者流向(从花粉提供者到花粉接受者)的关键因素。(3)在刺五加花朵上记录到的访花昆虫有 50 余种，分别隶属于膜翅目、鳞翅目、鞘翅目、双翅目和半翅目。在不同天气、不同生境、不同性别的植株上记录到的访花频率及高峰时间不同：花粉提供者的访花高峰早于花粉接受者的；雄株上的访花频率高于雌株的；两性株接受花粉时的访花频率高于提供花粉时的；而天气越晴朗，刺五加地块(patch)越大，则访花频率越高；每日接受光照越早，访花高峰越早。(4) 从传粉效果看，刺五加种子的形成完全依赖于传粉昆虫的活动。其中，蜂类，如熊蜂、花蜂、切叶蜂、胡蜂和蜜蜂等是最有效的传粉者，其它昆虫如粉蝶、食蚜蝇、寄蝇和鳃角金龟等对传粉也有帮助。

关键词 刺五加；传粉生物学

刺五加具有雌株、雄株和两性株三种类型的植株，其两性花的雄蕊比雌蕊早熟约 7 日，因此刺五加以异花传粉为主(刘林德等，1997a, b)。本文在以前工作的基础上，定位观测了刺五加雌株、雄株及两性株的花朵酬物、访花者种类、访花行为、访花频率和传粉效果等，调查了环境中同花期植物、花期天气对刺五加访花者访花频率的影响，初步探讨了制约刺五加传粉过程的某些因素及相应的克服措施，以期为深入研究刺五加的物种形成、性别分化、居群遗传学及保护生物学等奠定基础。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

黑龙江省尚志市境内的东北林业大学帽儿山森林生态站(东经 127°30′～127°34′，北纬 45°20′～45°25′)。

1.2 花朵酬物的观测

选择刺五加雄株、雌株和两性株各 1～3 个居群，于盛花期观测花药的散粉时间、花蜜的分泌时间及天数，按 Cruden(1977)的方法测定花朵的花粉量，用微量刻度吸管测量纱网套袋花朵的每日花蜜分泌量。

1.3 访花者种类、访花行为与频率的观察

选择地块(patch) 内相隔一定距离的 3 个花序，于开花后数日连续观察访花者的类别、访花行为和访花频率。采集访花者制成标本，鉴定到科、属或种，并用体视显微镜观察其携带花粉状况。在观察开花、散粉及访花者的访花频率时记录天气变化，记录与刺五加同花期的植物种类及其主要访花者。

1.4 传粉效果的检测

传粉效果用结实率表示，将花朵尚未开放的花序用纱网或塑料袋套袋，置于自然环境中，以塑料袋套袋检测自交及无融合结籽的情况，以纱网套袋检测有无风媒传粉。花序不

套袋置于自然环境中,结实率增量反映昆虫的传粉效果。

2　观察和实验的结果

2.1　刺五加提供给访花者的报酬

刺五加雄花、雌花和两性花提供给访花者的报酬及其时间有所不同。如表 1 所示,雄花的报酬是大量的花粉和花蜜。雄花花药一般在开花当日或第二日 9:30～14:30 开裂,散粉前约 0.5～1 小时蜜腺即开始分泌花蜜,当日 15:30 之后基本停止, 次日或第 3 日 8:30～15:30 间仍有分泌,第 3 或 4 日午后停止。第 5 日则无任何花蜜产生,花朵开始脱落。一朵雄花共分泌花蜜 20～30 μl,以开花第 2、3 日较多,每日约 8 μl。

表 1　每朵刺五加花提供给访花者的报酬

Table 1　The floral rewards of a *Eleutherococcus senticosus* flower

观测项目 Parameters	雄 花 A male flower	雌 花 A female flower	两性花 A hermaphrodite flower
散粉时间 Shedding time of pollen	1～3 d 9:30～14:30		1～3 d 9:30～14:30
花粉数量 Number of pollen grains	58 000～81 000	0	19 000～54 000
分泌花蜜时间 Secretion time of nectar	1～3,4 d 8:30～15:30	7～9 d 10:30～16:30	1～3 d 8:30～16:00 7～9 d 10:30～16:30
花蜜分泌量 Amount of nectar	5.5～8.0 μl/d×2～4 d	4.0～8.0 μl/d ×2～3 d	7.0～10.0 μl/d×2～6 d

雌花不产生花粉,提供给访花者的报酬主要是花蜜。其开花初期的 1～4 或 6 日内无蜜汁分泌。伐后迹地刺五加开花后 5～7 日,次生林下刺五加开花后 7～9 日, 花柱已明显伸长,柱头外翻变白,每日 10:30 或 11:30 之后逐渐有花蜜分泌,16:00～17:00 之间停止。在天气晴好时每日约分泌 8 μl, 一朵雌花共约分泌花蜜 12～20 μl。如果此后仍未授粉,则花盘表面变灰、子房表面变黄,1～2 日后整朵小花连同小花梗一道脱落。

两性花在开花 1～3 日散粉, 同时分泌花蜜。其花粉量比雄花少,但花蜜量稍多(见表 1)。两性花开花后 4～6 日,蜜腺不分泌蜜汁,但此时花柱明显伸长。开花第 7 日,柱头外翻变白,蜜腺开始第二次分泌蜜汁。时间为 10:30 或 11:30～16:30 左右,从开花第 7 日持续到第 9 日。

另外,有少量雌花和两性花及其幼果成为某些昆虫产卵及幼虫生长场所,其幼虫以刺五加果汁或幼胚为食,这是降低刺五加结籽率的原因之一。

2.2　访花者种类及其访花行为

在刺五加雄株、雌株和两性株上记录到的访花者类别(目一级)大体相同, 但其种类在不同年份存在差异, 不同生境中也有明显不同。1994～1996 三年,记录到的访花者近 50 余种,它们多属于昆虫纲的膜翅目、鳞翅目、双翅目、鞘翅目,个别属于半翅目(表 2)。此外,还有蛛形纲动物数种。

上述多数访花者以觅食花蜜为主,只有熊蜂和食蚜蝇等除觅食花蜜外也用口器舔食花粉。在雄花花序上,体型较大的访花者可附着在花药上。其中,蜂类落在花序上后快速

在花朵酬物丰富的位置爬一圈，常把相邻花序均采食一遍后才赴较远的花序，把一个地块(patch)内大部分处于盛花期的花序采食一遍后再赴另一个地块。蜜蜂和切叶蜂因体型稍小，访花时腹部末端朝向花序外、头部伸向花盘，吸完一朵花的花蜜后再飞到另一朵上。蝶类用附肢抓住花药或花丝后，长而可卷起的喙迅速在邻近花盘上移动吸蜜。蝇类能在花序上不费力地爬行，并用第一对附肢来回搓动花药或口器。在观察中，经常可以看到，体型较大的访花者不仅附肢接触花药带上花粉，其身体腹面甚至蜂类头部的触角、蝶类翼的腹面也可触及花药而粘上花粉。体型太小的访花者，如蚁和小甲虫，只能吸食花蜜，个别的小甲虫能连续 1～2 日不离开一个花序，它们的身体不易粘上花粉。

表 2 刺五加访花昆虫名录

Table 2 Visiting insects of *E. senticosus*

膜翅目 Hymenoptera
- 胡蜂科 Vespidae
  - 常见黄胡蜂 *Vespula vulgaris*
  - 黑尾胡蜂 *Vespa tropica ducalis*
  - 黄边胡蜂 *V. crabro crabro*
- 马蜂科 Polistidae
  - 柞蚕马蜂 *Polistes gallicus gallicus*
  - 斯马蜂 *P. nelleni*
- 甜花蜂科 Halictidae
  - 花蜂 *Halictus* sp.
- 姬蜂科 Ichneumonidae
  - 黑瘤姬蜂 *Pimpla disparis*
- 切叶花蜂科 Megachilidae
  - 黄腹切叶蜂 *Megachile taiwana*
- 熊蜂科 Bombidae
  - 熊蜂数种 *Bombus* spp.
- 蜜蜂科 Apidae
  - 蜜蜂 *Apis* sp.
- 蚁科 Formicoidae 1 种

鳞翅目 Lepidoptera
- 凤蝶科 Papilionidae
  - 碧凤蝶 *Papilio bianor*
- 粉蝶科 Pieridae
  - 东方菜粉蝶 *Pieris canidia*
- 眼蝶科 Satyridae
  - 华北白眼蝶 *Melanargia epimede*
  - 蛇眼蝶 *Minois dryas*
  - 黄环链眼蝶 *Lopinga achine*
  - 宁眼蝶 *Ninguta schrenkii*
  - 阿芬眼蝶 *Aphantopus hyperanthus*
- 蛱蝶科 Nymphalidae
  - 紫闪蛱蝶 *Apatura iris*
  - 柳紫闪蛱蝶 *A. ilia*
  - 白斑迷蛱蝶 *Mimathyma schrenckii*
  - 绿豹蛱蝶 *Argynnis paphia*
  - 老豹蛱蝶 *Argyronome laodice*
  - 伊诺小豹蛱蝶 *Brenthis ino*
  - 扬眉线蛱蝶 *Limenitis helmanni*
  - 直纹蜘蛱蝶 *Araschnia prorsoides*
  - 白矩朱蛱蝶 *Nymphalis vau-album*
- 灰蝶科 Lycaenidae
  - 琉璃灰蝶 *Celastrina argiola*
- 弄蝶科 Hesperiidae
  - 蛱型飒弄蝶 *Satarupa nymphalis*
- 夜蛾科 Noctuidae
  - 迪裳夜蛾 *Catocala elocata*
  - 杨裳夜蛾 *C. nupta*
  - 冥杂夜蛾 *Amphipyra acheron*

鞘翅目 Coleoptera
- 瓢虫科 Coccinellidae
  - 异色瓢虫 *Leis axyridis*
- 花蚤科 Mordellidae
  - 花蚤 *Mordella* sp.
- 叶甲科 Chrysomelidae 1 种
- 象甲科 Curculionidae 1 种
- 天牛科 Gerambycidae 3 种
- 芫菁科 Meloidae 2 种
- 丽金龟科 Rutelidae 1 种
- 鳃角金龟科 Melolonthidae 1 种

双翅目 Diptera
- 食蚜蝇科 Syrphidae 数种
- 蝇科 Muscidae 数种
- 寄蝇科 Tachinidae 数种
- 麻蝇科 Sarcophagidae 2 种

半翅目 Hemiptera-Heteroptera
- 蝽 科 Pentatomidae
  - 金绿真蝽 *Pentatoma metallifera*
  - 益蝽 *Picromerus lewisi*
  - 斑须蝽 *Dolycoris baccarum*
- 姬蝽科 Nabidae
  - 泛希姬蝽 *Himacerus apterus*
- 猎蝽科 Reduviidae
  - 斑缘真猎蝽 *Harpactor sibiricus*

在雌花序上，访花者访花时花药和花丝已经脱落，体型较大的访花者如蝶蛾、花蜂、胡蜂、熊蜂等能以附肢附着在一个或几个花柱或花盘上、采食邻近花盘上的花蜜。体型很小的访花者如小甲虫只能爬在花盘上吸蜜，体型中等的访花者如蜜蜂、姬蜂则倒爬在花柱

上,头部朝向花盘吸食蜜汁,这时蜂类的腹部或花粉篮恰能触及柱头。除食蚜蝇外的蝇类在雌花序上停留的时间很短暂,难以观察到其采食花蜜,多数仅仅是逗留一番便离去;有的还落在尚未分泌蜜汁的花上,呈休息状,而非寻觅食物。

在两性花序上,开花初期(1～3日),访花者在花序上的访花行为与在雄花序上的无甚区别;开花7～9日,访花者的访花行为又与雌花序上的相同。由于同一花序的花朵自下而上在3～4日左右逐渐开放,上部晚开放的花朵散粉时下部早开的花朵的花柱仍未伸长、柱头仍未外翻变白,因此两性株同一花序内各花朵间难于相互传粉。

体视显微镜观察,蜂、蝇的胸部、腹部及附肢上常是多毛的并携带多种花粉;被捕获的蝶和蛾也有立绒或短柔毛覆盖在胸部、腹部及肢和翼上,其腹面或多或少粘有花粉。这些体型较大及体型中等的昆虫可以或多或少带有刺五加花粉,它们的访花活动均对有效传粉有意义。而甲虫、蚁类和蝽,除鳃角金龟外,很少或不携带花粉,可以初步被排除在刺五加传粉者之外。

2.3　主要访花者的访花频率

不同性别的刺五加植株,在开花后不同天数访花者的访花频率并不相同。这与它们提供报偿的日期相对应。而不同性别的植株在不同年份、不同生境中,即使均处于提供报偿期,其访花频率也不完全一致。表3列出了1994～1996年、天气晴好时在不同地块中进行观测的结果。从中可以看出,相同或相近生境条件下,雄株上主要访花者的访花频率高于雌株上的;雄株上主要访花者的每日访花高峰早于雌株上的,前者是9:00～15:00,后者则为11:00～16:00或11:30～16:30。这很可能预示着,主要访花者在一天之中,先访问雄花、之后再访问雌花,从而完成传粉过程。不同生境的同性别植株相比较,次生林下的日访花高峰稍晚于伐后迹地的,这可能与林下刺五加植株每日受光照较晚或林下升温较慢有关。从表3中的11)12)还可以看出,两性株供花粉时的访花者访花频率低于其接受花粉时的,尤其是前者蜂类的访花高峰明显低于后者,这很可能预示着,两性花的柱头从蜂类接受的花粉有来自两性株之外的;亦即,在自然条件下,雄株不仅给雌株提供花粉,而且也给两性株提供花粉。

从表3中可以进一步看出,蝇类和蝶类在不同年份及不同生境中,访花频率波动很大,加之,大部分蝶类和除食蚜蝇之外的蝇类携带花粉较少,我们推测,它们可能不是主要传粉者;而蜂类的访花频率相对恒定,携带刺五加花粉较多,可以被认为是主要传粉者。

2.4　环境因素对访花频率的影响

2.4.1　同花期植物的影响　在生态站地区,与刺五加花期相同或花期相遇的植物有50余种,但在不同地块(patch)周围,与刺五加花期相同或花期相遇的植物无论种类还是数量都有差别。通常,同花期植物越丰富,访问刺五加的蝶类越多,蜂类变化不大。而黄瓜、水金凤有与刺五加竞争蝶类及熊蜂的作用,独活和短毛白芷比刺五加更能吸引蝇类和几种甲虫;如果附近有轮叶百合,则大型蝶类(如碧凤蝶)一般不访问刺五加。另外,实地观察发现,刺五加地块本身的大小与访花者的访花频率成正相关:地块越大,吸引来访花者越多;对一个特定花序而言,其访花频率则较高,反之亦然。

2.4.2　气象因素的影响　温度、湿度、阴天及降雨,对刺五加访花者的访花频率有明显影响。7月份的生态站地区,4:00左右即天亮,但在8:30之前,气温较低,露水较大,极

表 3 刺五加主要访花者的访花频率(原始数据)(单位:平均访花次数/花序/小时)
Table 3 Visitation rates of main visitors in *E. senticosus* (unit: mean no. of visit per inflorescence in an hour) [main visitors: Bees(蜂类); Flies(蝇类); Butterflies(蝶类)]

时间				7:00~8:00	8:00~9:00	9:00~10:00	10:00~11:00	11:00~12:00	12:00~13:00	13:00~14:00	14:00~15:00	15:00~16:00	16:00~17:00	17:00~18:00	18:00~19:00
1994	13)伐后迹地	1)雄株	蜂类	0	0	0.66	2.33	4.00	1.33	1.00	3.00	4.66	0.33	0	0
			蝇类	0	1.00	1.33	2.66	0.33	1.33	2.33	1.00	0	0.33	0	0
			蝶类	0	0	0	1.66	4.66	0	0.66	2.66	0.33	0	0	0
		2)雌株	蜂类	0	0	0	0	1.33	0.66	0.66	0	0	0	0	0
			蝇类	0	0	0.33	1.33	2.00	0.33	2.66	2.00	0.33	0.33	0	0
			蝶类	0	0	0	0	0	0.33	0.33	0	0	0	0	0
1995	14)次生林下	3)雄株	蜂类	0	1.00	1.00	1.00	6.66	20.66	19.33	13.33	5.33	0.66	0	0
			蝇类	0	0	0.66	0.33	1.00	2.33	2.66	1.66	0.66	0.33	0	0
			蝶类	0	1.00	2.33	2.00	1.66	5.00	3.33	7.00	2.33	0.66	0	0
		4)雌株	蜂类	0	0	0	0	0.66	7.66	16.66	19.33	9.00	0	0	0
			蝇类	0	0	0	0	0	0	0.33	1.33	7.00	0	0	0
			蝶类	0	0	0	0	0.66	1.33	3.00	1.33	0	0	0	0
	13)伐后迹地	5)雄株	蜂类	0	1.66	7.33	18.00	29.00	20.00	15.00	10.00	6.33	0	0	0
			蝇类	0	1.00	1.66	4.00	9.00	3.33	1.33	1.66	2.00	0	0	0
			蝶类	0	0	2.33	3.00	3.00	3.00	1.66	1.66	1.33	0	0	0
		6)雌株	蜂类	0	0	0	0	1.66	9.66	11.66	19.00	8.66	1.00	0	0
			蝇类	0	0	0	0	0	0.66	0	1.00	0	0.33	0	0
			蝶类	0	0	0	0	0	0.33	0.33	0.33	0	0	0	0
1996	14)次生林下	7)雄株	蜂类	0	0.33	9.33	12.00	13.00	4.00	7.66	4.00	2.00	0	0	0
			蝇类	0	0.66	1.00	0.66	2.66	0	0	0.33	0	0	0	0
			蝶类	0	0.33	10.33	8.66	4.33	6.66	4.00	2.33	0.66	0	0	0
		8)雌株	蜂类	0	0	0.33	3.00	11.66	8.66	3.66	9.33	5.33	2.00	0	0
			蝇类	0	0	0.33	1.33	2.00	3.00	2.66	0	0.66	0	0	0
			蝶类	0	0	1.66	0	0.66	1.33	2.33	1.33	0.33	1.00	0	0
	13)伐后迹地	9)雄株	蜂类	0	0.33	26.00	21.00	15.33	20.66	3.33	7.33	7.00	0	0	0
			蝇类	0	0	1.00	0.33	1.33	0	0.33	0	0	0	0	0
			蝶类	0	0	1.66	0.66	0	0.66	1.33	0.66	0	0	0	0
		10)雌株	蜂类	0	0	0	9.00	12.33	8.66	2.66	12.33	5.33	1.00	0	0
			蝇类	0	0	0.66	4.33	7.00	3.00	3.66	3.00	2.66	0.33	0	0
			蝶类	0	0	0.33	0	0.66	0.66	0.33	0.66	0	0.33	0	0
	14)次生林下	11)两性株供花粉	蜂类	0.33	1.00	5.66	6.33	12.33	12.66	14.66	15.33	13.33	2.00	0	0
			蝇类	0	0	0	0.33	1.33	0.66	1.33	0.33	1.33	0	0	0
			蝶类	0	1.33	5.00	4.66	5.33	11.00	12.33	6.00	2.00	1.00	0	0
		12)两性株受花粉	蜂类	0	0	0	0.66	8.33	19.00	18.33	25.33	17.33	5.00	2.00	0.33
			蝇类	0	0	0	0	0.66	1.33	0.33	0.33	0	0.33	0	0
			蝶类	0	0	0	0	15.33	9.33	5.66	3.33	1.33	1.65	0	0

1) 3) 5) 7) 9) Male plant; 2) 4) 6) 8) 10) Female plant; 11) Hermaphrodite plant as pollen donor; 12) Hermaphrodite plant as pollen recipient. 13) in cleared area; 14) under secondary forest;

少观察到昆虫活动,难于观察到刺五加花上有访花者。8:30 之后,温度回升,露水渐退,雄株和两性株的某些花序上访花者数量逐渐增加。不过,温度过高对访花者也有影响。在炎热的日子,每日气温最高的一段时间内(12:00~13:00 或 13:00~14:00),主要访花者的访花频率有所降低(如表 3 中 1) 2) 7) 8) 9) 10) 12)所示)。但在日最高气温不超过 28℃ 的日子,则没有这种现象(如表 3 中 3) 4) 5) 6) 11)所示)。而在暴雨前的阴天及下雨时,尽管花蜜仍有分泌甚至比晴天时分泌量还大,除蜘蛛之外,一般访花者无一访花;但

在风雨过后即将放晴时,访花者便大量出动,其活动规律和晴天时相近。

连续 2 天以上的阴雨天气不仅使访花者不出动，而且会使花粉粘成团块落到树下或树叶上失去功能，还会使开花 7～9 天的雌花和两性花接受不到花粉从而不能受精结实。林下刺五加植株可能由于林冠对雨水的截流作用,受影响程度比伐后迹地小一些。

2.5　传粉效果

将花序套袋,置于自然环境中,无论用塑料袋,还是用纱网,其结实率均为零。自然条件下,不套袋的刺五加雌花序结实率接近 40%(刘林德等,1997b),而且结实率的高低与主要传粉者访花频率的高低相吻合,这说明刺五加不能进行无融合生殖,不能靠风媒传粉,只能靠访花者的活动尤其是蜂类的活动才能达到传粉成功。

3　讨　论

在长期进化过程中,刺五加其根茎进行的营养繁殖与单全异株这种性别系统相配合,为其种群持续发展奠定了基础(刘林德等,1997a, b)。作为一种无性系植物,尽管其种子繁殖的幼苗建成比较困难(祝宁,臧润国,1994),而且其有性生殖分配可能是多变的(钟章成,1995; Bierzychudek,1981),但对于开拓新的分布区域而言,种子繁殖总有营养繁殖所无法替代的作用。刺五加种子主要是异花传粉的产物且传粉是专性虫媒的,因此,花粉提供者及接受者如何吸引访花者高质量传粉便成为影响结籽率的关键环节。

3.1　刺五加吸引昆虫的策略

通常认为,花的颜色、形状、气味等均可能是植物引诱昆虫传粉的因素,而花粉和花蜜则是花朵提供给昆虫的重要报酬(Knudsen, Mori,1996;赵运林,1994;曹坤方,1993;陈令静等,1991;钦俊德,1987;Real,1983)。对刺五加雄株来说,蜜汁、高耸的花药和大量的花粉有强烈吸引昆虫的作用,雄蕊的显眼程度还可因其在伞形花序上辐射状排列而得到很大加强(Wyatt,1982)。因此,雄株上的访花频率明显比雌株高。对刺五加雌株而言,其吸引昆虫不可能靠小且不显眼的花被(因为此时其花瓣已脱落),而只能靠分泌的花蜜(Rodriguez-Robles *et al*., 1992; Real & Rathcke, 1991),花开之后 1～4 或 6 日内无访花者访问便说明了这一点。两性花可分为雄性时期和雌性时期,其雄性时期可提供花粉和花蜜,雌性时期仅提供花蜜,但提供的花蜜量较大,因而其访花者的访花频率也相当高,有时甚至比雄花的还高(见表 3 中 1) 3) 7) 11) 12) 所示)。

由上述可知,刺五加通过提供丰富的报偿来吸引访花者。除此之外,还通过控制提供报偿的时间来影响访花者的"流向"从而达到传粉成功。同一生境中,雄株上的日访花高峰总是早于雌株,两性花在散粉时(雄性时期)接受访花者的时间总是早于两性花在接受花粉时(雌性时期)的。这无一不是刺五加对昆虫传粉的良好适应。另一方面,种子的形成完全依赖于传粉昆虫的活动,通过异花传粉携带的异质基因可以进一步增强后代的变异性和适应性并进而推动物种本身的进化。由此可见,植物与传粉者之间的关系的确是互利而微妙的。另外,不同年份和不同地块中的观察表明,尽管刺五加与传粉昆虫之间尚未形成恒定的组合,但可以初步肯定蜂类,如熊蜂、花蜂、切叶蜂、胡蜂和蜜蜂等是主要传粉者;其它昆虫,如食蚜蝇、寄蝇、粉蝶和鳃角金龟等对传粉也有帮助。

3.2 影响刺五加传粉成功的因素

访花者既高频率访问花粉提供者又高频率访问花粉接受者给刺五加传粉成功提供了可能(Primack, Silander, 1975)。然而,许多因素如光照、大风、温度、湿度、阴雨天气、同花期植物、人工放蜂、甚至年份等等都可以影响访花者的数量、访花行为和访花频率并进而影响刺五加的传粉和座果(McCall, Primack, 1992; Niesenbaum, 1992; Picken, 1984; Real, 1983)。其中,影响最明显的就是柱头外翻变白时的天气状况,如此时遇到持续阴雨天气,传粉即不能成功。气象因素可能还会影响生境昆虫区系,进而影响刺五加访花者的种类和数量;或者可以影响刺五加花粉的生活力和花蜜的质与量,从而影响昆虫的访花行为、访花频率和传粉效果。有关这方面的研究尚待开展。另外,访花者总是优先访问处于较好光照条件下的花序,这可能是伐后迹地日访花高峰比次生林下稍早的原因。我们推测,其机制是足够的光照直接或间接地促进了花蜜的分泌,是否如此,仍有待深入探讨(Wyatt *et al*, 1992; Real, Rathcke, 1991)。

前人曾经报道,生境中的同花期植物可能有相互竞争传粉者的作用(Motten, 1986; Campbell, 1985; Campbell, Motten, 1985)。我们也观察到,黄瓜和水金凤等与刺五加竞争熊蜂和某些蝶类;轮叶百合与刺五加竞争碧凤蝶等大型蝶蛾;独活则竞争蝇类。但是也有相反的例子:即同花期植物越多,访问刺五加的蝶类明显增多,同时访问刺五加的蜂类在总体上频率也未下降。由此,我们推测:在生境昆虫数量有限的情况下,生境同花期植物越多,则相互竞争传粉者越激烈;而在生境昆虫数量丰富的情况下便不存在这种竞争,甚至同一地块(patch)内同花期植物越丰富,越能吸引更多的访花者,就象某些生境条件下、刺五加地块越大、访花频率越高一样。在其它植物上,也曾报道过类似的情况(Conner, Neumeier, 1995)。另外,不同年份以及不同生境条件下的刺五加植株,雌花及两性花柱头外翻变白需要的日期不同,有的需要7天,有的5天或6天即可,这种差异与天气状况(阴雨否)相结合,可能对传粉效果有显著影响。

3.3 刺五加的保护生物学问题

综上所述,制约刺五加传粉过程的关键因素有:(1)气象因素尤其是阴雨天气影响昆虫的出动、花药的散粉,甚至还可以通过影响花蜜的分泌量、气味及品质来影响传粉。(2)某些生境中的光照不足,处于阴暗处的雌花序和两性花序可能难于接受到花粉或因资源配置不足而不能结实。(3)生境昆虫数量不足尤其是蜂类数量不足,使刺五加的传粉过程受到传粉者数量的限制。针对这些制约因素,可以采取的相应措施有:(1)保护参与传粉的昆虫区系成分,欢迎外地放蜂者前来放蜂,提高生境昆虫尤其是蜂类的数量,可以增加传粉强度,保证生殖成功。(2)适当降低刺五加生境的郁闭度,为其有性生殖成功及种群数量增长提供较大的空间和较好的光照条件。(3)在特殊年份施行人工授粉或进行人工远距离传粉以进一步增加刺五加后代的变异性和适应性。

致谢 承蒙山东大学生命科学学院慕芳红、贺同利先生,王裕文教授帮助鉴定访花昆虫,特此致谢。

参 考 文 献

刘林德,王仲礼,田国伟,申家恒,1997a. 刺五加花的形态学及雄蕊异长现象的观察. 植物分类学报,35(1):1~6

刘林德,王仲礼,田国伟,申家恒,1997b. 刺五加的有性生殖与营养繁殖. 植物分类学报,35(1):7~13

陈令静,王伏雄,吴燕如,1991. 喜树传粉生物学研究. 见:王伏雄论文选集. 北京:中国世界语出版社. 1993:294~299.

赵运林,1994. 兰科植物传粉生物学研究概述. 植物学通报,11(3):27~33

祝宁,臧润国,1994. 刺五加种群生态学的研究 Ⅱ. 种群统计. 应用生态学报, 5(3):237~240

钦俊德,1987. 昆虫与植物的关系. 北京:科学出版社. 188~204

钟章成,1995. 植物种群的繁殖对策. 生态学杂志,14(1):37~42

曹坤方,1993. 植物生殖生态学透视. 植物学通报,10(2):15~23

Bierzychudek P, 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. Amer Nat, 117:838~840

Campbell D R, 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: Competition for pollination. Ecology, 66(2):544~553

Campbell D R, Motten A F, 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. Ecology, 66(2):554~663

Conner J K, Neumeier R, 1995. Effects of black mustard population size on the taxonomic composition of pollinators. Oecologia(Berlin), 104(2):218~224

Cruden R W, 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31(March):32~46

Knudsen J T, Mori S A, 1996. Floral scents and pollination in Neotropical Lecythidaceae. Biotropica, 28(1):42~60

McCall C, Primack R B, 1992. Influence of flower characteritics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. Amer J Bot, 79(4):434~442

Motten A F, 1986. Pollination ecology of the spring wild flower community of a temperate deciduous forest. Ecological Monographs, 56(1):21~42

Niesenbaum R A, 1992. Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). Amer J Bot, 79(5):495~500

Picken A J F, 1984. A review of pollination and fruit set in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). J Hort Sci, 59(1):1~13

Primack R B, Silander J A, 1975. Measuring the relative importance of different pollinators to plants. Nature, 255:143~144

Real L, 1983. Pollination Biology. Academic Press, Inc. New York, N Y. 51~95

Real L A, Rathcke B J, 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. Ecology, 72(1):149~155

Rodriguez-Robles J A, Melendez E J, Ackerman J D, 1992. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (Orchidaceae). Amer J Bot, 79(9):1009~1017

Susan M M, Murphy S D, Aarssen L W, 1996. Heterospecific pollen transfer between sympatric species in a midsuccessional old-field community. Amer J Bot, 83(9):1168~1174

Wyatt R, 1982. Infloresence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit set. Amer J Bot, 69(4):585~594.

Wyatt R, Broyles S B, Derda G S, 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). Amer J Bot, 79(6):636~642